Beiträge zur Morphologie und Physiologie der epiphytischen Orchideen Indiens

von

Friedrich Czapek.

Botanische Ergebnisse der im Jahre 1907 mit Unterstützung der kaiserlichen Akademie ausgeführten Reise nach Java und Britisch-Indien Nr. VI.

(Mit 7 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 18. November 1909.)

Die modernen systematisch-anatomischen Arbeiten über die Orchideen, besonders jene von Pfitzer[1] und seinen Schülern (Möbius,[2] Weltz,[3] Meinecke[4] u. a.), haben erwiesen, wie mannigfaltig die Struktur der Vegetationsorgane bei dieser großen Ordnung ist, so daß sich gebieterisch die Notwendigkeit geltend machte, bei den Bemühungen, das Orchideensystem auszubauen, nicht nur die Blütenverhältnisse zu berücksichtigen, wie dies schon von Bentham-Hooker mustergültig geschehen war, sondern auch die Anatomie der Vegetationsorgane ausgiebig heranzuziehen. An der Hand des reichen Materials, welches die Orchideenhäuser der großen

---

[1] E. Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1881.

[2] M. Möbius, Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. Pringsheim, Jahrbücher, Bd. XVIII, p. 530, 1887.

[3] M. Weltz, Zur Anatomie der monandrischen sympodialen Orchideen. Heidelberg 1897 (Referat Beihefte Botan. Zentralbl., Bd. VIII, p. 304).

[4] Meinecke, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln. Flora, Bd. 78, p. 133, 1894. Vgl. auch P. Tominski, Die Anatomie des Orchideenblattes in ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Dissertation, Berlin 1905.

europäischen Gärten heute zur Verfügung stellen, war es in der Tat möglich, die größere Zahl der natürlichen Hauptgruppen der Orchidaceen durch anatomische Merkmale zu charakterisieren. Doch bleiben viele Unbestimmtheiten, die sich auch bei der Untersuchung des Gewächshausmaterials kaum ausgleichen lassen werden, da in so vielen Fällen die Provenienz der Pflanzen und noch viel häufiger die klimatischen Bedingungen, unter welchen die betreffenden Arten in ihrem Heimatlande gedeihen, viel zu wenig bekannt sind. So mußte in den an europäischem Gartenmaterial angestellten Arbeiten die Entscheidung, inwieweit die gefundenen anatomischen Charaktere den adaptiven Merkmalen oder den erblichen Abstammungscharakteren angehören, oft unterbleiben, und die Resultate waren wesentlich nur von systematischem Interesse.

Erst seit den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts konnten die Forschungsreisen physiologisch trefflich geschulter, hervorragender Botaniker in die Tropenländer nach und nach uns eine richtige Vorstellung vom Zusammenhang der morphologischen Verhältnisse der Orchideen mit dem Klima ihrer Heimat, besonders für die so zahlreichen interessanten epiphytischen Formen verschaffen. Vor allem waren Schimper's[1] wertvolle Untersuchungen über die westindischen und kontinental-amerikanischen Epiphyten hierin von Bedeutung, durch die wir zum erstenmal eingehend über die Vegetationsbedingungen der epiphytischen Orchideen in jenem Lande, das uns die geschätztesten Glashausorchideen geliefert hat, orientiert worden sind.

Die altweltlichen Arten sind lange nicht so eingehend studiert worden. Am besten gewinnt man eine Vorstellung über die Verhältnisse der altweltlich-tropischen Orchideenflora wohl aus den trefflichen Schilderungen Raciborskis,[2] aus den verschiedenen Florengebieten Javas. Notizen über die Orchideen

---

[1] Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Botan. Zentralbl., Bd. 17, p. 192, 1884; Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888.

[2] M. v. Raciborski, Biologische Mitteilungen aus Java. Flora, Bd. 85, p. 325 (1898).

in den nordindischen Gebirgen, welche von Gamble stammen, hat Schimper wiedergegeben.

So wie das Studium der physiologischen Anatomie der epiphytischen Orchideen an unserem Gewächshausmaterial erheblichen Schwierigkeiten begegnet, so ist auch das experimentell-physiologische Arbeiten an diesem meist mehr oder weniger deutlich pathologischen Material schwierig und vielfach ganz aussichtslos. Man müßte mindestens jene Arten, welche in unseren kultivierten Exemplaren annähernd normal gedeihend vorhanden sind, sicher durch Vergleich mit wildlebenden Individuen auf ihre Verläßlichkeit prüfen, um mehr Vertrauen zu diesen Versuchsobjekten zu gewinnen.

Nach allerlei derartigen Erfahrungen faßte ich den Entschluß, meinen Aufenthalt in den indischen Tropen soweit als möglich zur Überprüfung und Erweiterung der vorliegenden physiologischen Erfahrungen über epiphytische Orchideen auszunützen und suchte in erster Linie es zu erreichen, die wildlebenden epiphytischen Orchideen auf ihren natürlichen Standorten genau kennen zu lernen und so weit als möglich experimentell zu bearbeiten. Ceylon war zur Zeit meines Aufenthaltes (Oktober) nirgends zum Studium der Orchideen sehr günstig. Die Epiphyten treten auf dieser Insel trotz des Vorkommens der verschiedensten Typen und Formen im Vergleich zum äquatorialen, feuchten Klima Holländisch-Indiens noch ziemlich zurück. Java lieferte mir später das reichhaltigste Material für meine Untersuchungen. Zur Orientierung über die in Java vorkommenden Orchideen leistete mir in der ersten Zeit meines Aufenthaltes das ausgezeichnet geordnete, in den Bestimmungen der Arten durch den trefflichen Orchideenforscher J. J. Smith in Buitenzorg stets genau kontrollierte Orchideenquartier des Buitenzorger botanischen Gartens die besten Dienste. Ein Teil meiner Versuche über Reizbarkeit der Orchideenluftwurzeln wurde in diesem Teile des botanischen Gartens an den kultivierten Exemplaren angestellt. Doch sah ich bald, daß selbst hier viele Orchideen bei der gleichmäßigen Behandlungsweise (sie sind sämtlich auf Stämme der *Plumiera acutifolia* aufgebunden), ihre natürlichen Wachstumsverhältnisse nicht zeigen. Deshalb mußte ich insbesonders die Studien über

die Beziehungen der Tropismen zur Lebensweise, vor allem zur Wasserversorgung der epiphytischen Orchideen, hier abbrechen und mich ausschließlich an die wildlebende epiphytische Orchideenflora wenden.

Im botanischen Garten zu Buitenzorg bietet vor allem das Lauraceenquartier und das ausgedehnte Lianenquartier auf der Insel des Tjiliwong reichlich Gelegenheit zum Studium wilder Orchideen, die hier in verschiedenen Formen vorkommen. Raciborski (l. c.) hat treffend die Grundzüge der Verbreitung der javanischen Orchideen auseinandergesetzt und die Flora der heißen, zur Zeit des Ostmonsuns regenarmen niederen Regionen, besonders Zentraljavas, mit der Orchideenflora der regenreichen Gebirge verglichen. Erstere mit ihren *Vanda-*, *Renanthera-* und *Aerides-*Arten ist die Heimat der monopodialen Formen, vor allem aus der Gruppe der Aerideen. Diese Formen entsprechen dem »Mechanischen Typus« im Aufbau der Vegetationsorgane, wie ihn Krüger[1] genannt hat, mit starren Blättern, dicker Cuticula und starker Entwicklung des mechanischen Gewebes. Es ist unrichtig, daß solche Orchideen, wie Krüger auf Grund von Literaturangaben, ohne eigene Anschauung zu besitzen, annahm, daß solche Formen nackte Felsen und trockene Grashügel bewohnen. Raciborski hat genügend hervorgehoben, daß es sich meist um Epiphyten handelt, die moosfreie glatte Baumrinden bewohnen und grüne Assimilationswurzeln besitzen. Dies die Orchideenflora der Niederungen in Zentraljava, aber auch in der trockeneren Hügelzone im Nordosten von Buitenzorg und sodann besonders auch in Ostjava, wo ich das Tenggergebirge nach Epiphyten näher studiert habe. In diese Orchideenflora gehören die beliebtesten und schönstblühenden javanischen Orchideen, wie *Phalaenopsis amabilis,* sodann die mehr der unteren Gebirgszone als Übergangsgebiet angehörende schöne *Vanda tricolor,* endlich auch das *Dendrobium crumenatum* und verschiedene andere, mehr fleischige *Dendrobium-*Formen, die die sympodialen Orchideen aus dieser Flora repräsentieren.

---

[1] P. Krüger, Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort. Flora 1883, p. 435.

In Buitenzorg finden sich einige charakteristische Formen, welche in diese biologische Gruppe hineingehören. Außer dem erwähnten, so häufigen *Dendrobium crumenatum,* welches in bezug auf seine Befestigung auf glatten Baumrinden bereits wenig anspruchsvoll ist und dem merkwürdigen blattlosen *Taeniophyllum Zollingeri,* welches so häufig die glatten Palmenstämme mit seinen flachen Assimilationswurzeln überkleidet, ist *Acriopsis javanica,* die sich gleichfalls nicht selten im Buitenzorger Lianenquartier findet, ein Angehöriger dieser xerophytischen Orchideenformation, ferner die im Lauraceenquartier beobachtete *Luisia teretifolia* und manche andere Formen.

Diese Xerophytenformation ist aber in dem feuchten Klima Buitenzorgs nicht rein vorhanden, obwohl noch trefflich gedeihend, sondern ist bereits stark untermischt mit sympodialen Orchideen, welche der hygrophilen Formation angehören, wie *Bolbophyllum* und *Polystachya.* Rein lernte ich die hygrophile Gebirgsflora der epiphytischen Orchideen später an den Abhängen des Pangerango und Gedeh bei Tjibodas kennen. Hier sitzen alle Orchideen mit ihrem Wurzelgeflecht tief in der reichen Moosdecke, ohne daß die Wurzeln hervorragen würden, von den dicken langen Sucherwurzeln der *Vanda* oder *Renanthera* ist hier nicht mehr die Rede. Nur bei einem Exemplar von *Coelogyne miniata* im Walde unweit des Laboratoriums von Tjibodas sah ich lange nackte Luftwurzeln entwickelt. Dies war so auffallend, daß ich die Pflanze mitnahm, um diesen in jener Gegend seltenen Befund näher zu untersuchen. Um Tjibodas besteht die epiphytische Orchideenflora größtenteils aus sympodialen Orchideen, wie *Coelogyne, Liparis, Appendicula,* einzelnen *Dendrobium*-Arten, darunter *Dendrobium Hasseltii* mit schönen roten Blüten, *Dendrochilum, Oberonia.* Von monopodialen Formen fiel mir ein *Saccolabium* auf, bei dem aber die Wurzeln gleichfalls dünn und im Moose verborgen waren. Die feuchten Waldschluchten des Salakgebirges bei Buitenzorg gehören hinsichtlich ihrer epiphytischen Orchideenflora gleichfalls bereits zu der »*Coelogyne*-Region« Raciborski's, trotz der relativ geringen Höhenlage. In dem etwas regenärmeren Gebirge um Garut, dem vulkanumkränzten,

bekannten, lieblich gelegenen Orte im Südosten der Preanger Regentschaften, tritt *Vanda tricolor* häufig auf. Weder die Gebirge der Zentralprovinz von Ceylon noch die Regionen des Südabhanges des Himalaya, die ich um Darjeeling kennen lernte, noch auch das Khasyagebirge in Assam, zeigten mir in der Zusammensetzung ihrer epiphytischen Orchideenflora den ausgeprägt hygrophilen Charakter wie die höheren Gebirge von Westjava, mit denen wohl auch die sumatranischen Gebirge im Padanghochlande übereinstimmen dürften, welche ich aus eigener Anschauung allerdings nicht kenne.

Dank den umfassenden ausgezeichneten Untersuchungen, die wir besonders durch Schimper über die amerikanischen Epiphyten besitzen, ist die Art des Vorkommens und die ökologische Anatomie der xerophytischen Orchideen, zu denen die amerikanischen Orchideen größtenteils gehören, recht gut bekannt. Diese Formen zählen teils zu dem »succulenten Typus« P. Krüger's mit dicken, fleischigen Blättern, jedoch ohne nennenswerte Entwicklung des mechanischen Gewebesystems, teils zum »mechanischen Typus« desselben Autors, der sich durch besondere Starrheit der Blätter und reiche Entwicklung des mechanischen Gewebesystems auszeichnet. Relativ weniger ist hingegen die Gruppe der hygrophilen Urwaldorchideen untersucht, deren biologische Charakterzüge von Schimper nur gelegentlich hervorgehoben werden.

Die genauere Kenntnis der ökologischen Einrichtungen bei den typischen Regenwaldorchideen ist aber in mehrfacher Hinsicht sehr erwünscht. Sie bildete aus mehreren Gründen ein Ziel meiner in den javanischen Gebirgen angestellten Untersuchungen. Schimper hat an verschiedenen Stellen seiner Schriften überzeugende Gründe dafür beigebracht, daß sich echte Epiphyten nur an Lokalitäten, welche hinreichend leichte Versorgung mit Wasser gestatten, als biologische Anpassungsform herausbilden konnten. Dazu ist wohl kein geeigneterer Ort denkbar, als die äußerst regenreichen, mit höchst gleichmäßigem Klima versehenen Waldgebiete im Äquatorialgürtel der Erde. Welche Formen es waren, aus denen die echten Epiphyten, »Protoepiphyten«, wie sie Schimper nennt, wahre Epiphyten im Sinne Went's, welche die zu ihrer Ernährung

erforderlichen Stoffe ausschließlich aus der Rinde ihres Baumsubstrates und aus der Atmosphäre nehmen, läßt sich kaum mit voller Sicherheit sagen. Da sich in der Gattung *Vanilla* echte Lianen aus der Gruppe der Wurzelkletterer noch vorfinden, welche im feuchtheißen Gebiet einheimisch sind, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß, wie Went [1] und andere Forscher vermuten, *Vanilla* einen sehr ursprünglichen Typus der epiphytischen Orchideen darstellt, aus dem sich durch Annahme der epiphytischen Keimungsweise, Unterdrückung der anfänglich vorhandenen Bodenwurzelbildung das wahre Epiphytentum phylogenetisch herausgebildet hat. Die Araceen zeigen uns auch heute nicht wenige Fälle, in denen die Pflanzen in ihrem Jugendzustand Wurzelkletterer sind, später aber zu wahren Epiphyten werden, indem ihre ältesten Teile, welche die Verbindung mit dem Boden herstellen, zugrunde gehen und nun ausschließlich die auf der Rinde sich ausbreitenden Nährwurzeln die Funktion der Wasser- und Mineralstoffaufnahme übernehmen.

Auf diese Art konnten die epiphytischen Orchideen zuerst im Regenwaldklima entstehen und nach und nach durch Steigerung ihrer Anpassung an periodisch schwierige Wasserversorgung denjenigen Formen den Ursprung geben, welche die durch mehr oder weniger lange Trockenheitsperioden ausgezeichneten subtropischen und tropischen Gebiete bewohnen. Es spricht alles dafür, daß die xerophytischen Orchideen Anpassungsformen an temporär trockenes Klima sind, welche bis zu einem gewissen Grade trefflich dazu befähigt sind regenarme Zeiten zu überdauern. Allerdings, viele Monate lang währende Trockenzeiten, wie sie für die Wüstengebiete der kontinentalen Zone charakteristisch sind, welche das Verbreitungsgebiet der epiphytischen Orchideen nach Norden zu abschließen, konnten selbst die extremen xerophytischen Anpassungsformen der Orchideen nicht mehr ertragen, und so war die Verbreitungsgrenze der epiphytischen Orchideen wohl ausschließlich durch die ausgesprochenen trockenen Klimate, nicht aber durch niedere Wintertemperaturen gegeben. Ich

[1] F. A. F. C. Went, Annales Jardin Buitenzorg, Tome XII (1895).

sehe hierfür einen weiteren Beweis in der pflanzengeographischen Tatsache, daß in jenen Gebieten, welche ein regenreiches Klima haben und nicht durch trockene Zonen von dem äquatorialen Verbreitungsgürtel der Orchideen getrennt sind, einzelne Arten von epiphytischen Orchideen weit nach Norden, bis in die kalttemperierte Zone vordringen. So sehe ich bei Schimper[1] erwähnt, daß in dem feuchten Klima von Japan im Süden noch eine Reihe von epiphytischen Orchideen sich findet, wie *Luisia teres*, *Dendrobium moniliferum*, *Malaxis japonica*, *Sarcochilus japonicus*. Die erwähnte *Malaxis* dringt selbst noch in die feuchten, winterkalten Waldgebiete von Nordjapan vor. In diesem Gebiete finden sich bemerkenswerterweise zahlreiche wurzelkletternde Lianen, z. B. *Evonymus* und *Hedera*. Ähnlich hat auch das kühlfeuchte Klima Neuseelands eine Flora epiphytischer Orchideen.

Hygrophile epiphytische Orchideen.

Bei dem Gebirgslaboratorium von Tjibodas findet sich die Orchideenflora des Gedehgebietes reich entwickelt und es ist daselbst nicht schwer, ein richtiges Bild von dem Charakter der hygrophilen Epiphyten aus der Familie der Orchideen zu gewinnen. Die daselbst vorkommenden Arten sind meist kleine, höchstens mittelgroße Formen mit sympodialer Achse, reich ausgebildetem Scheinknollensystem und dünnen Blättern. Die Luftwurzeln sind unter der üppigen Moosdecke verborgen, ziemlich dünn, weiß und ragen nie über ihr Substrat in die freie Luft weit hinaus. Am wenigsten Transpirationsschutz zeigt derjenige Orchideentypus aus den Urwäldern von Tjibodas, welcher durch die Gattungen *Liparis, Oberonia, Dendrochilum,* auch *Coelogyne* und andere ähnliche Formen repräsentiert wird. Hier sind als xerophile Einrichtungen eigentlich nur die Scheinknollen sowie von anatomischen Charakteren die reichliche Ausbildung von Spiraltracheidenzellen und Schleimzellen anzusehen. Die Spaltöffnungen zeigen ihre Schließzellen in gleicher Höhe mit den benachbarten Epidermiszellen. Die

[1] Schimper, Pflanzengeographie (1898), p. 516.

Cuticula der Blattoberseite und Unterseite ist nur mäßig entwickelt. Als Beispiele gebe ich die anatomische Untersuchung einiger Formen aus diesem biologischen Typus.

Eine epiphytische *Liparis*-Art von Kandang Batak besaß große Scheinknollen und ein lockeres Luftwurzelgeflecht. In den Blättern waren zerstreute Tracheidenzellen zu sehen. Die Schließzellen der Stomata mit den Epidermiszellen auf gleicher Höhe. In den Scheinknollen waren alle Zellen mit dicht spiralig gestreifter Wand versehen. Außerdem große Schleimzellen mit Schraubenbändern. Die Cuticula war relativ dick. Die Luftwurzeln waren lang; 1 *mm* im Durchmesser. Ein Velamen war nicht vorhanden. Die Wurzelrindenzellen besaßen dünn spiralig gezeichnete Wände.

Die gleichfalls epiphytische *Liparis latifolia,* welche ich bei Tjiburrum sammelte, bildet kräftige Pflanzen mit dickeren, spärlicheren, 2 *mm* im Durchmesser haltenden Luftwurzeln. Das Velamen war einschichtig, Wurzelhaare vorhanden. Die Endodermis bestand aus ziemlich dünnwandigen großen Zellen, welche die Phloroglucinreaktion wie gewöhnlich gaben. Die Phloroglucinreaktion griff stellenweise in die Wurzelrinde über. In der Wurzelrinde lagen einzelne Schleimzellen mit verholzter Wand. Die schlanken Scheinknollen führten Spiralzellen und enthielten kein Sklerenchym. Die Blätter waren sehr breit und lang, enthielten viele Spiralzellen, die Stomata waren nicht eingesenkt.

Oberonia imbricata Lindl. aus dem Urwald oberhalb Tjibodas hatte sehr dünne Luftwurzeln. Das Velamen war nur einschichtig, ohne deutliche Spiralfasern. Die Wurzelrinde war drei bis vier Zellschichten stark. Die äußeren Rindenschichten waren chlorophyllführend und in der Rinde waren Schleimzellen eingestreut, mit verholzter Membran. Das Gewebe des Stammes enthielt viele Schleimzellen und unverholzte Tracheidenzellen. Das Assimilationsgewebe der reitenden Blätter war kleinzellig und umschloß ein zentrales, großzelliges Gewebe, welches Spiralfaserzellen führte. Die Spaltöffnungen waren nicht eingesenkt.

Außer Formen, welche gleich den angeführten sich durch reichliche Entwicklung des Schleim- und Spiralfaserapparates

auszeichnen, hingegen keine Vorhofspalten und Cuticularverdickung der Blätter zeigen, finden sich aber um Tjibodas auch Orchideen, welche härtere Blätter von den gewöhnlichen Xerophytenmerkmalen besitzen. Hierher gehören *Dendrobium*-Arten, *Appendicula*, ferner besonders *Saccolabium*.

Ähnliche hygrophile Formen herrschen in der Umgebung von Buitenzorg, soweit sich aus meinen mitgebrachten Proben schließen läßt, auch noch in den feuchten Schluchten unterhalb des Salakkraters vor. In Buitenzorg selbst kommen die rein hygrophilen Formen nicht mehr in dem Maße zur Geltung. Von den bei Buitenzorg beobachteten Formen scheint sich am besten jener Typus an die rein hygrophilen Orchideen anzuschließen, welcher durch Bolbophyllum und ähnlich aussehende Formen dargestellt wird. Bei einer im botanischen Garten zu Buitenzorg häufig vorkommenden Bolbophyllumart, deren Bestimmung mir entfallen ist, sind die Scheinknollen sehr dichtstehend, förmliche Ballen bildend. Nach unten zu zeigen diese Scheinknollen dicke Wurzeln. Zwischen den Scheinknollen ragen viele feine aufrechte Luftwurzeln hervor, so daß wir hier von einem Wurzelnest sprechen können, wie es dann in extremer Ausbildung bei der bekannten Riesenorchidee *Grammatophyllum speciosum* wiederkehrt. Die im Moose verborgenen dicken Luftwurzeln unserer *Bolbophyllum*-Art haben ein dreischichtiges Velamen, dessen äußerste Zellschichte Wurzelhaare trägt, deren Wand die Phloroglucinreaktion gibt. Die Rindenparenchymzellen sind netzfaserig verdickt und verholzt. Die dünnen Nestwurzeln haben ein einbis dreischichtiges Velamen und zeigen nur sehr wenig verholztes Gewebe. Ein Nest von aufrechten Wurzeln zwischen den Scheinknollen fand ich auch bei dem im Orchideenquartier kultivierten *Bolbophyllum penduliscapum* J. J. Sm. Die Scheinknollen besitzen eine dicke Cuticula und enthalten zahlreiche Schleimzellen. Die Blätter sind flach und fleischig, haben ein zentrales, großzelliges, chlorophyllarmes Mesophyll und beiderseits ein kleinzelliges Assimilationsgewebe. Unterhalb der Epidermis beider Blattseiten sind in regelmäßigen Abständen Bündel von Bastfasern verteilt. Stomata nicht eingesenkt, auf beiden Blattseiten ausgebildet. Von dieser Orchidee untersuchte

ich auch die reichlich vorkommenden jugendlichen Stadien. Bei den Keimlingen bleiben die Luftwurzeln in ihrem Wachstum gegenüber der Ausbildung der Stamm- und Blattanlagen ziemlich zurück. Später findet man die Wurzeln im Moose ausgebreitet, mäßig viele Wurzelhaare produzierend. Das Velamen ist bei solchen Wurzeln dreischichtig, Mykorrhizapilzfäden sind immer vorhanden. Die Rindenzellen sind in Teilung begriffen, groß und die Schutzscheiden noch dünnwandig. Reichliche Mykorrhiza zeigten aber auch die jüngsten Stadien, die ich untersuchte, nicht, und das Velamen war bei den jüngsten Stadien bis auf die Vollendung der Spiralleisten wohl entwickelt. Wenn die Scheinknollen erbsengroß sind, so besitzen sie eine dicke Cuticula, große Schleimzellen und ihre Leitbündel sind noch unentwickelt. Auch in den fleischigen, sonst gut ausgebildeten jungen Blättern sind die Leitbündel noch nicht fertig gebildet. Wenn die Pflanzen mit den Scheinknollen etwa 6 *cm* groß geworden sind, so ist das Wurzelsystem bereits ringsum verzweigt, dünn, bis 50 *cm* lang, selbst bis nach Nachbarästen hinübergreifend. Es ist aber überall nur im Rindenmoos versteckt und an die Unterlage angepreßt.

Einen noch weitergehenden Übergangstypus zu echt xerophilen Formen stellt die hie und da im botanischen Garten zu Buitenzorg vorkommende *Acriopsis javanica* dar. Hier ist die Wurzelnestbildung außerordentlich schön. Nachdem ich bereits diese Pflanze ausführlich beobachtet hatte, fand ich, daß Raciborski diese Eigentümlichkeit von *Acriopsis* bereits nach Exemplaren von Kagok Tegal beschrieben hatte. Die Scheinknollen stehen auch hier in dichten Ballen beisammen. Nach unten senden sie wenige Nährwurzeln aus, welche ein sieben- bis achtschichtiges Velamen besitzen. Die Rinde ist im Querschnitt ebenso breit wie das Velamen. Alle Zellen sind verholzt. In der Rinde finden sich viele Schleimzellen, die Parenchymzellen zeigen häufig starke, balkenartige Wandverdickungen; die Schutzscheiden sind wenig verdickt. Hingegen haben die Nestwurzeln das Velamen nur dreischichtig und eine dreischichtige Rinde. Der Zentralstrang bildet etwa ein Halb des Durchmessers. Die blühenden Stengel sind glatt, rutenförmig, tragen nur wenige Blätter. In ihrem assimilierenden

Rindengewebe sind dickwandige Schleimzellen, dann folgt eine ringförmige Bastfaserzone, welche die inneren Gewebe mit den Leitbündeln einschließt. Auch das Grundgewebe besteht aus dickwandigen Zellen. Die von mir bei *Acriopsis* aufgefundene Differenz der Ausbildung des Velamens bei Nähr- und Nestwurzeln wurde bereits von Groom [1] in auffallender Weise bei *Grammatophyllum* beobachtet, wo die dicken Erdwurzeln im Gegensatz zu den aufrechten Luftwurzeln ein mächtiges Velamen erzeugen. Das Wurzelnest bei *Acriopsis* ist etwa 1 *cm* hoch. Bei *Grammatophyllum speciosum* maß ich die Nestwurzeln bei dem im Orchideenquartier kultivierten Exemplar, einer alten Pflanze mit 2 bis 3 *m* langen Blättern. Der etwa 60 *cm* dicke Stützbaum ist ganz mit aufrechten Nestwurzeln umsponnen. Die Wurzelzweige sind 30 bis 40 *cm* lang. Sie bilden streng monopodiale, pyramidal geformte Verzweigungssysteme. Die ersten Seitenzweige brechen in 6 bis 7 *cm* Entfernung von der Wurzelspitze hervor. Trotzdem es bereits besonders durch Schimper wahrscheinlich gemacht worden war, daß das aufrechte Wachstum dieser Nestwurzeln auf negativem Geotropismus beruht, so standen hierfür noch sichere Beweise aus. Ich stellte deswegen einige Versuche mit dem erwähnten *Grammatophyllum*-Exemplar an, um zu zeigen, ob wir es hier tatsächlich mit negativem Geotropismus zu tun haben.

Am 20. Dezember wurde eine Nestwurzel von *Grammatophyllum* mit Tuschemarken versehen und in horizontaler Stellung fixiert. Am 24. Dezember hatte die Hauptachse des Wurzelsystems durch Aufwärtskrümmung reagiert. Sie wies einen Zuwachs von 4 *mm* auf. Am 26. Dezember hatten auch die ersten Seitenwurzeln zweiter Ordnung durch schräge Aufwärtskrümmung geotropisch reagiert. Am 16. Januar, als ich den Versuch beendete, war diese Krümmung nicht wesentlich verstärkt. Die histologische Untersuchung der Nestwurzeln bei dem in Buitenzorg kultivierten *Grammatophyllum speciosum* zeigte mir ein einschichtiges Velamen. Die Wurzelrinde bestand aus getüpfelten und netzförmig verdickten Zellen, zwischen

[1] Percy Groom, On the Velamen of Orchids. Annals of Botany, Vol. VII, March 1893, p. 145 bis 153.

denen einzelne dickwandige, ungetüpfelte Zellen sich fanden. Die Leitbündel schlossen ein Mark ein. Die Holzelemente waren eng, sklerenchymatisch. Alle Zellwände waren verholzt bis auf die kleinen Leptombündel. So gibt diesen Nestwurzeln die mechanische Ausbildung der Gewebe das Gepräge. Weitere histologische Angaben über *Grammatophyllum* finden sich in der zitierten Arbeit von Groom.

Grammatophyllum scriptum Bl., eine kleinere Spezies, verhält sich, soweit ich sah, ganz analog. Gut ausgebildete Nestwurzeln fand ich endlich auch bei dem im Orchideenquartier kultivierten *Cymbidium Finlaysonianum* Lindl.

Coelogyne ovalis Lindl. im Orchideenquartier zu Buitenzorg, eine schöne Art mit hängendem Stengel und Scheinknollen von spindeliger Gestalt mit convallariaartigen Blättern, bildet durch ein Gewirr von zahlreichen dünnen, 1 *mm* im Durchmesser haltenden, den Baumstamm umspinnenden Wurzeln fast ein Wurzelnest, doch glaube ich, daß diese Art nicht zu den echten Nestbildnern gehört.

Es ist mir kein Zweifel, daß die Bildung der Wurzelnester bei den Orchideen in der Tat, wie Goebel, Schimper, Raciborski und andere Forscher annehmen, mit dem Sammeln von Humus in Verbindung zu bringen ist. Auf diese Weise hüllen sich die Wurzeln nach und nach in ein feuchtes Substrat ein und geben dazu Gelegenheit, daß sich, wo irgend möglich, die Moosdecke über das Wurzelgeflecht verbreitet.

Xerophytische Orchideen.

Die xerophytischen, hartlaubigen, monopodialen Orchideen Javas habe ich besonders an den um Buitenzorg wild vorkommenden und im botanischen Garten daselbst kultivierten Formen kennen gelernt. Während die Orchideen in den Gebirgswäldern kaum anders gefunden werden, als ihre Luftwurzeln unter der üppigen Moosdecke ausbreitend, welche die Bäume dicht überzieht, kann man sich schon in dem relativ noch immer regenreichen Buitenzorg überzeugen, wie sich die Verhältnisse mit abnehmender Niederschlagsmenge ändern. Im botanischen Garten zu Buitenzorg sind noch viele Stämme von Moos dicht bedeckt, doch geben die zahlreichen Palmenstämme

mit ihrer glatten, trockenen, moosfreien Oberfläche bereits ein Bild von dem Substrat, welches die Orchideen in dem trockenen Klima finden. Die an den Palmenstämmen wachsenden Orchideen sind an Zahl gering. Reichlich sammeln sie sich aber in den Nischen an, welche von den stehengebliebenen Blattbasen der *Rhaphia* gebildet werden. Hier sieht man verschiedene *Dendrobium*-Arten und andere Orchideen. Am anspruchlosesten ist wohl das merkwürdige kleine *Taeniophyllum Zollingeri*, mit seinen, der Rinde dicht angedrückten flachen Wurzeln. Übrigens sieht man auch sonst, daß sich die dicken Luftwurzeln bei xerophytischen Orchideen ganz innig dem Substrat anschmiegen, wie man das bei *Luisia, Vanda, Aerides* und anderen derartigen Formen immer wieder wahrnimmt.

Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen I, p. 160) hatte die Vermutung ausgesprochen, daß die Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen hydrotropisch seien. Er kam zu dieser Ansicht auf Grund von Beobachtungen im Gewächshaus an *Cattleya Harrisonii*, welche ihre Wurzeln an die Oberfläche von Holzpflöckchen eng angeschmiegt zeigte. Bei den Beobachtungen in Java wurde mir die Ansicht, daß es sich um Hydrotropismus bei diesem engen Anschmiegen an die Rinde der Bäume handle, sehr bald unwahrscheinlich, als ich sah wie die Wurzeln an vollkommen trockene Substrate sich geradeso anpreßten und abflachten wie an feuchten Unterlagen. Ich stellte mir infolgedessen zur Aufgabe die Kontaktreizbarkeit und die hydrotropischen Eigenschaften der Orchideenluftwurzeln näher zu prüfen. Die ausführlichsten Beobachtungen über Kontaktreizbarkeit bei Orchideenluftwurzeln hat Ewart[1] in Buitenzorg angestellt, und zwar an *Vanilla*. Er fand, daß die Kletterwurzeln von *Vanilla* die Kontaktkrümmung in einem Tage vollziehen und binnen 3 bis 5 Tagen eine Umschlingung der Stütze, nach 2 bis 3 Wochen aber eine völlige Befestigung der Pflanze an ihrer Stütze erreichen. Der Kontakt bewirkt nur eine geringe Verdickung und Verstärkung der Wurzel. Die Befestigung der Wurzel an der Kontaktstelle geschieht, wie bereits früher Went

---

[1] A. J. Ewart, On Contact Irritability. Annales Buitenzorg, Tome XV, p. 233 (1898).

ausführlich gezeigt hat, durch eine Art von Pseudoparenchym, welches von den dicht stehenden Wurzelhaaren gebildet wird. Dasselbe fand Ewart bei *Vanilla.* Ewart konstatierte weiter, daß die Luftwurzeln von *Vanilla* stark aerotropisch sind. Ferner konstatierte er negativen Heliotropismus und positiven Geotropismus bei diesen Wurzeln. Durch die Beobachtungen von Ewart über den Haptotropismus von *Vanilla* waren die früheren Angaben von Mohl[1] und sodann von Treub[2] über die Wurzelranken von *Vanilla* voll bestätigt worden. Von Hydrotropismus spricht Ewart überhaupt nicht. Hingegen besitzen wir Beobachtungen über die Wirkung von Feuchtigkeit auf die Orchideenluftwurzeln von Went. Dieser Forscher fand, daß die Orchideenluftwurzeln im dunklen feuchten Raume reichlich Wurzelhaare produzieren, nicht aber wenn sie allseits von Wasser umgeben sind. Von einer allgemeinen Verbreitung der Kontaktreizbarkeit bei den Luftwurzeln epiphytischer Orchideen wurde aber auch nach den Beobachtungen von Ewart von keinem Forscher gesprochen. Ich überzeugte mich jedoch, daß Kontaktreizbarkeit in ziemlich erheblichem Grade wohl keiner Orchideenluftwurzel fehlt, wenn sie auch in verschiedenem Maße ausgebildet ist. Die diesbezüglichen Versuche wurden an verschiedenen Typen epiphytischer Orchideen im Orchideenquartier zu Buitenzorg angestellt. Ich führe die einzelnen Versuchsangaben im nachstehenden an.

1. *Coelogyne ovalis* Lindl. Schönes Exemplar, Stengel hängend. Spindelförmige Luftknollen. Blätter wie *Convallaria.* Wurzeln zahlreich, den Stamm umspinnend, dünn, 1 *mm* im Durchmesser. Das Wurzelgewirr machte fast den Eindruck eines Wurzelnestes. An geeigneten Stellen wurden Luftwurzeln mit Tuschmarken versehen und in Berührung gebracht mit gut fixierten dünnen Holzstäbchen. Nach 24 Stunden hatten sich die Wurzeln schwach aber deutlich bogenförmig um die Stütze gekrümmt.

---

[1] H. v. Mohl, Winden der Pflanzen, p. 48 (1827).

[2] M. Treub, Annales Buitenzorg. Tome III, p. 178 (1883).

2. *Oncidium sphacelatum* Lindl. Hatte einen reichlichen Wurzelfilz um die platten 10 *cm* langen Scheinknollen ausgebildet. Die Wurzeln waren 1 *mm* dick, stark positiv geotropisch. Nach 3 Tagen wiesen sie einen Zuwachs von 5 bis 6 *mm* auf. Auch hier war die Kontaktreizbarkeit sicher nachweisbar.

3. *Bolbophyllum Lobbii* Lindl. Besitzt birnförmige, 4 *cm* lange, gelbliche Scheinknollen und steife, 20 *cm* lange Blätter. Die 1 *mm* dicken Luftwurzeln waren stark kontaktempfindlich. Das Längenwachstum betrug hier in 3 Tagen 3 *mm*.

4. *Thrixspermum Calceolus* Reichenb. f. Kräftige Exemplare mit dorsiventral zweizeilig beblätterten Trieben. An der Unterseite zahlreiche kräftige Wurzeln, zum Teil verzweigt, über 2 *mm* dick. Die Wurzeln wurden in Abständen von 5 *mm* markiert. Die ersten beiden Markendistanzen an der Spitze maßen nach 3 Tagen 7 und 10 *mm*. Auch hier war nach 24 Stunden eine deutliche Kontaktkrümmung zu erzielen.

5. *Sarcochilus compressus* Rchb. f. Hat bis 20 *cm* lange horizontale, zweizeilig beblätterte Stengel. Unterseits viele frei abwärts wachsende Wurzeln von 1 *mm* Dicke. Der Zuwachs betrug in 3 Tagen 5 bis 6 *mm*. Auch hier war Kontaktreizbarkeit nachzuweisen.

6. *Aerides odoratum* Lindl. Hat einen von oben nach unten zusammengedrückten Stengel mit zweizeilig gestellten Blättern. Viele 3 *mm* dicke Luftwurzeln, welche eng an den Stamm des Stützbaumes angeschmiegt nach aufwärts und nach abwärts wachsen. Der Zuwachs betrug nach 3 Tagen 12 *mm*. Die Kontaktreizbarkeit war in meinen Versuchen deutlich, doch unerheblich ausgeprägt.

7. *Epidendron Obrienianum*. Stengel aufrecht, entfernt beblättert. An der Basis der Blätter entspringen 1 *mm* dicke absteigende Wurzeln in spärlicher Zahl. Zuwachs nach 3 Tagen 7 *mm*, nach 24 Stunden deutliche Kontaktreaktion.

8. *Dendrochilum* sp., Westjava. Schlanke, herabhängende, in den Knoten bewurzelte Stengel. Wurzeln einzeln aus den Knoten, 1·5 *mm* dick. Zuwachs in 3 Tagen 3 bis 7 *mm*. Deutliche Kontaktreaktion nach einem Tag.

9. *Arachnanthe Sulingi* Bth. Hat bis 1 *m* lange, nur im oberen Teil beblätterte, herabhängende Stengel. Wurzeln dick, an der Rinde herablaufend. 2 bis 3 *mm* im Durchmesser. Zur Zeit meiner Versuche war binnen 3 Tagen kein Zuwachs wahrzunehmen und auch Kontaktreizbarkeit nicht sicher zu stellen.

10. *Vanilla aphylla* Bl. In einem viele Meter hoch kletternden Exemplar im Orchideenquartier. Die blattlosen assimilierenden Stengel sind reich verzweigt, 8 *mm* dick, dunkelgrün. Sie produzieren zahlreiche Wurzeln, die meist von oben nach unten auf der Rinde herablaufen, von 2 *mm* Dicke. Diese Wurzeln wachsen sehr rasch. Der Zuwachs betrug bei gesunden, der Rinde angeschmiegten Wurzeln in 3 Tagen 28 bis 32 *mm*. Als ich die Wurzeln nach 20 Tagen wiederum maß, betrug der Zuwachs bis 120 *mm*. Andere Orchideenluftwurzeln zeigten in derselben Zeit ein Längenwachstum von nur 30 bis 60 *mm*. Die Reizkrümmung nach Applikation einer Holzstütze sah ich bei *Vanilla aphylla* schon nach 18 Stunden stark ausgeprägt. Von Interesse war es festzustellen, daß es die Wurzeln vorziehen sich bei Kontaktkrümmungen nach abwärts zu krümmen. Daran könnte der positive Geotropismus oder die Dorsiventralität der Wurzeln beteiligt sein.

11. *Renanthera.* Ich untersuchte zwei Arten, *Ren. Maingayi* Ridley und *Ren. Arachnites* Lindl. Beide hochkletternde Orchideen mit langen dicken Luftwurzeln, welche sich oft umeinander schlingen und dadurch ihre Kontaktreizbarkeit zeigen. Sie pressen sich an trockenes Holz, welches ihnen als Stütze dargereicht wurde, eng an, ohne Rücksicht auf die vertikale Lage, oft streng parallel zu den schief gestellten Holzlatten. Die Wurzeln entstehen meist nur an der Unterseite der Zweige; nur dort, wo die Stengel streng vertikal aufrecht wachsen, entsenden sie nach beiden Seiten Luftwurzeln. Bei *Ren. Maingayi* wurden Tuschemarken an den Luftwurzeln in 5 *mm* Distanz angebracht. Der Zuwachs erfolgte nur innerhalb der ersten beiden Marken, und zwar nach 3 Tagen 7 bis 8 *mm*, wobei sich die ersten 5 *mm* an der Spitze auf 11 *mm* verlängerten. Nach 3 Wochen betrug der Zuwachs 30 bis 50 *mm*. Die Wurzeln von *Renanthera* sind sicher gleichfalls kontakt-

empfindlich. Sie weisen nach 24 Stunden eine Krümmung nach der Stütze auf.

Nach diesen Ergebnissen kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die Kontaktreizbarkeit bei den Luftwurzeln der Orchideen allgemein verbreitet ist und sicher ein wichtiges Hilfsmittel bei der Anheftung der Wurzeln an der Unterlage darstellt.

Went, l. c., hat bereits hervorgehoben, daß bei der Befestigung der Orchideenluftwurzeln auf ihrer Unterlage Wurzelhaarbildung stets die entscheidende Rolle spielt, im Gegensatz zu der häufig früher vertretenen Ansicht, daß die Befestigung durch die Ausscheidung eines klebrigen Sekretes erfolge. Doch sind diese Wurzelhaare nur bei den im Moose wachsenden Luftwurzeln der hygrophilen Arten länger und von ähnlichem Aussehen wie die Wurzelhaare von Erdwurzeln. Bei den kontaktempfindlichen, dicken Luftwurzeln der xerophilen Arten geschieht die Befestigung auf der Unterlage durch die Verlängerung aller Zellen der äußersten Velamenschichte in wurzelhaarartige Bildungen, welche Went mit einem Pseudoparenchym verglichen hat. Die Befestigung mit Hilfe dieser kurzen Wurzelhaare ist eine höchst vollkommene. Sehr häufig sieht man bei Ablösung der Wurzeln von ihrer Unterlage Holzsplitter mitgehen, welche mit der Unterfläche der Wurzel innig verbunden waren. Auch können sich zwei dicht aneinander hinwachsende Luftwurzeln mit Hilfe dieser Wurzelhaare so innig vereinigen, daß ihre Verbindung fast einer Verwachsung gleichkommt.

Positiver Geotropismus ist nach meinen Beobachtungen an den Orchideenluftwurzeln fast immer mehr oder weniger deutlich nachzuweisen. Häufig äußert sich der positive Geotropismus darin, daß die Wurzeln, die auf der Rinde hinkriechen, augenscheinlich die abwärtsgehende Richtung bevorzugen, obwohl sie häufig genug auch nach anderen Richtungen auf der Rinde hinkriechen.

Daß die Luftwurzeln der Orchideen bei normaler Beleuchtung ausgesprochenen negativen Heliotropismus zeigen, ist seit den Beobachtungen von Lindley und Wiesner (Heliotropismus II, p. 76, 1880) wohlbekannt. Ich kann nur hinzu-

fügen, daß die großen *Renanthera*-Arten an ihren natürlichen Standorten sehr deutlich zeigen, wie die Luftwurzeln nach der Seite der schwächsten Beleuchtung hinstreben. Sehr schön negativ heliotropische Luftwurzeln sah ich auch im Orchideen-



Fig. 1. *Renanthera Maingayi* Ridl. im botanischen Garten zu Buitenzorg. Orig. Aufnahme. Zeigt die negativ heliotropischen Sucherwurzeln. Lichteinfall von links.

quartier zu Buitenzorg bei *Coelogyne Mayeriana* Rchb. f., wo aus dem Knoten Büschel von negativ heliotropischen Wurzeln hervorbrechen.

Es bleibt noch die Frage nach dem Hydrotropismus der Luftwurzeln zu erörtern. An wilden Pflanzen suchte ich vergebens nach Erscheinungen, welche auf Hydrotropismus hindeuten könnten. Experimentell studierte ich die Frage nach

dem Hydrotropismus besonders bei den rasch wachsenden dicken Luftwurzeln von *Renanthera.* Ich konnte jedoch auch hier ein Hinkrümmen nach nassen Gegenständen, wie nach Brettchen, welche mit nassem Moose umwickelt waren, nicht konstatieren. Die einzige Reaktion, welche bei diesen Luftwurzeln auf Feuchtigkeitsschwankungen hin auftritt, ist die Bildung von Wurzelhaaren und von Seitenwurzeln. Hat man eine Luftwurzel mit feuchtem Moose umwickelt, so treibt sie alsbald reichlich lange Wurzelhaare, wodurch sie ein ganz verändertes Aussehen gewinnt und nach einiger Zeit entstehen in dem feuchten Moose reichlich Seitenzweige. Im wesentlichen hat diese Erscheinung bereits Went bei verschiedenen anderen Luftwurzeln gefunden. Dieser Forscher hat auch richtig hervorgehoben, daß die Wurzelhaare und Seitenwurzeln nur in gut durchlüftetem, feuchtem Substrate erscheinen. Wenn man die Luftwurzeln, wie ich es bei *Renanthera* wiederholt ausführte, in Wasser hineinwachsen läßt, so entstehen weder Wurzelhaare noch Seitenwurzeln. Es ist ferner notwendig, wenn Wurzelhaare und Seitenwurzeln ausgebildet werden sollen, daß der betreffende Teil der Luftwurzel verdunkelt wird. In einer belichteten Glasflasche mit feuchter Luft eingeschlossen, bildeten die *Renanthera*-Luftwurzeln auch nach 10 Tagen keine Wurzelhaare. Hingegen sah ich in verdunkelten Glasgefäßen die Wurzeln bereits nach 24 Stunden mit einem dicken Pelz von weißen Haaren bedeckt.

Diese Beobachtungen über die Wirkungen von Licht und Feuchtigkeit auf die Orchideenluftwurzeln werfen ein Licht auf die biologische Bedeutung der oft meterlangen dicken Luftwurzeln, welche die Arten von *Renanthera, Sarcanthus* oder *Vanda* oft weit in die Luft hinausstrecken. Man findet solche Luftwurzeln, welche am besten als Sucherwurzeln bezeichnet werden, nur bei jenen xerophilen Arten, und bei den hygrophilen Orchideen in den Gebirgswäldern von Java sucht man vergebens nach jenem eigentümlichen Typus von Luftwurzeln. Diese Luftwurzeln erinnern unstreitig in ihrer Bedeutung für die Pflanze an die Senkerwurzeln vieler kletternder Sträucher aus der Familie der Araceen oder Vitaceen. Sie unterscheiden sich von jenen nur durch ihre starke Kontakt-

empfindlichkeit, während sie in bezug auf ihre Bedeutung, geeignete Orte zur Wasserversorgung aufzusuchen, sehr jenen Senkerwurzeln der Araceen sich annähern.

Zu der Anatomie der Luftwurzeln der xerophilen Orchideenformen, die ja in unseren Gewächshäusern so reichlich vertreten sind, habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen. Ich erwähne nur einen interessanten Befund von *Luisia teretifolia.*[2—7] Hier sah ich in dem Rindenparenchym mancher Wurzeln zahlreiche Zellen, mit einem großen zentralen Klumpen, von welchem nach allen Seiten hin dicke Balken ausstrahlten. In vielen dieser Zellen war der Zellkern deutlich in einer seitlichen Aussackung dieses Klumpens wahrnehmbar. Sonst schien der Klumpen ziemlich homogen. Oftmals konnte man deutlich sehen, daß die Wand der Zelle von einem Netz von Ver-

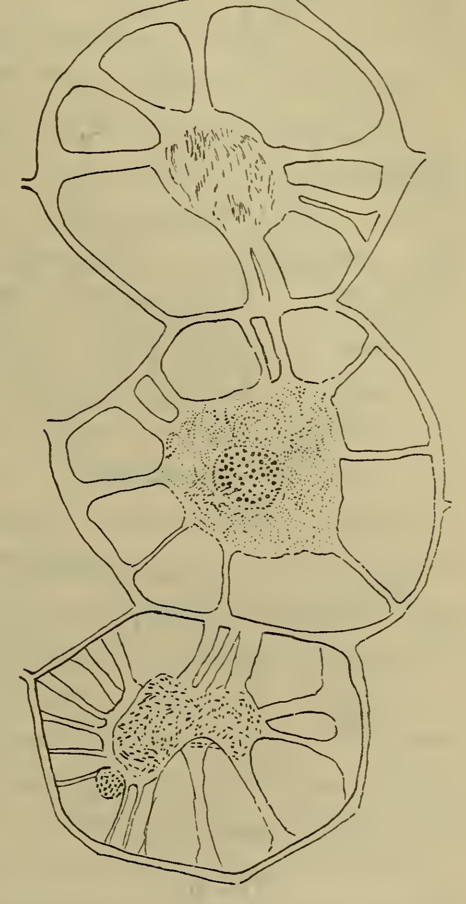


Fig. 2. Fig. 3.

dickungsleisten bedeckt war, welche mit den strahlenförmigen Balken in Verbindung standen. Nach ihrem mikrochemischen Verhalten bestehen diese Balken aus Zellulose. Sie färben sich blau mit Chlorzinkjodlösung und zeigen in Kupferoxydammoniak Quellungs- und Lösungserscheinungen. Mit Rutheniumrot färben sie sich nicht. Eine Zellulosehülle war auch um den zentralen Klumpen nachweisbar. Über die Entwicklungs-

geschichte dieser merkwürdigen Gebilde gaben die in den Schnitten zahlreich vorkommenden jüngeren Stadien hinreichende Auskunft. In den jungen Stadien dieser Bildungen

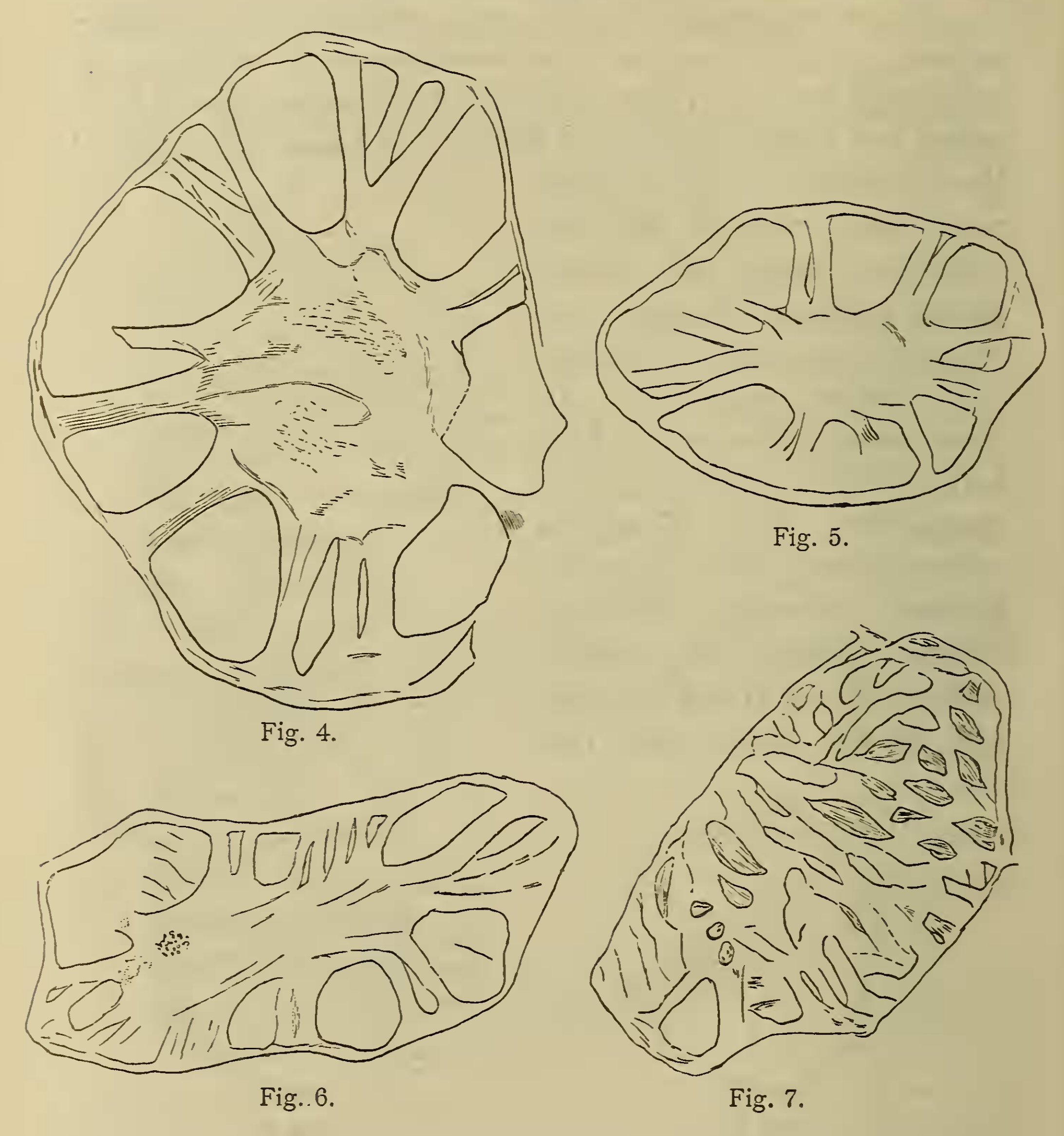


Fig. 2 bis 7. Verschiedene Altersstadien der mit Zellstoffbalken versehenen Rindenzellen aus Luftwurzeln von *Luisia teretifolia*. Zeiß Ok. 2, Objekt. *D*, Fig. 4 mit Ok. 4, Objekt. *D*.

sieht man dort, wo sich später die Balken befinden, dünne Protoplasmastränge. Die Klumpenbildung ist noch nicht ausgeprägt, sondern es findet sich ein Protoplasmakörper, welcher von der Zellwand durch ein System von Vakuolen getrennt ist, zwischen denen sich die erwähnten dünnen Protoplasmastränge

befinden. Man sieht nun den zentralen Protoplasmakörper sich immer weiter von der Zellwand entfernen, wobei die zu der Zellwand ausstrahlenden Protoplasmastränge nach und nach ein homogenes, stark lichtbrechendes Aussehen gewinnen. Zugleich nehmen sie die Zellulosereaktion an. Hier und da schien es, als ob die Protoplasmastränge mit einer Hülle von Zellulose umgeben wären. Gleichzeitig entsteht die Zellulosehülle um den zentralen Klumpen. Mit dem Älterwerden der Zelle schrumpft der zentrale Klumpen immer mehr ein. Das Protoplasma geht gänzlich verloren und es bleibt nur ein verschrumpfter Zelluloserest in der Zelle zurück. Indem dieser Zellulosekörper noch mit den Balken im Zusammenhang steht, ist die ganze Zelle von einem Netzwerk von Zellulosebalken erfüllt. Bilder, welche wenigstens einigermaßen diesen merkwürdigen Bildungen in den Luftwurzeln von *Luisia* entsprechen, fand ich nur von Werner Magnus[1] von *Neottia* beschrieben. Hier finden sich zelluloseartige Klumpen, aus den Resten des *Mykorrhiza*-Pilzes und den Produkten des Plasmas bestehend, in den Rindenzellen. Auch die von Magnus gegebenen Abbildungen erinnern ziemlich stark an die von *Luisia* oben beschriebenen jüngeren Stadien der Zelluloseklumpen. Doch konnte ich bei *Luisia* keine Spur von *Mykorrhiza* in den alten Luftwurzeln finden. Die ältere Literatur über die Klumpenbildung in Mykorrhizen von Orchideen, *Salomonia* und *Psilotum*, findet sich bei Shibata[2] diskutiert. Möglicherweise (sicher kann ich es nicht entscheiden) handelt es sich um alte Stadien ähnlicher Zellen bei den eigentümlichen Faserzellen, welche Pfitzer[3] von den Geweben der Luftwurzeln von *Aerides* beschrieben hat. Vielleicht sind auch die von Beccari, Solms und Strigl[4] aus der *Balanophora*-Knolle erwähnten Zellstoffbalken, für welche Strigl einen Zusammenhang mit Mykorrhizen abweist, mit den beschriebenen Bildungen verwandt.

---

[1] Werner Magnus, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 35, p. 236, 1900.

[2] Shibata, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 37, p. 659, 1902.

[3] Pfitzer, Flora 1877, p. 241.

[4] Strigl, Diese Sitzungsberichte, 13. Juni 1907.

Die Wasseraufnahme durch die Luftwurzeln epiphytischer Orchideen.

Wenn wir zum Schlusse noch das Thema der Wasseraufnahme durch die Orchideenluftwurzeln berühren, so kann ich mich auf Grund meiner Beobachtungen in der Heimat der javanischen und vorderindischen Orchideen nur der Meinung anschließen, daß eine entsprechend ausgiebige Wasseraufnahme nur dann stattfindet, wenn die Pflanze flüssiges Wasser zugeführt erhält. Bei den Orchideen der regenreichen Bergwaldregion im äquatorialen Inselgebiete reicht zur Wasserversorgung das im Moose der Baumrinden festgehaltene Regenwasser weitaus hin, um eine Versorgung der Epiphyten mit Wasser genügend gut zu gestatten. Wie oben ausgeführt wurde, breitet sich bei diesen Orchideen ein dichtes Geflecht von dünnen Wurzeln in der feuchten Moosdecke aus und nirgends ragen Wurzeln frei in die Luft hinaus. Die Wasseraufnahme bei diesen Organen unterscheidet sich nur dadurch von der Wasseraufnahme bei Erdwurzeln, daß hier die Wurzelhaare eine geringere Rolle spielen. Bei der reichlichen Wasserversorgung ist wohl hier eine reichliche Ausbildung von Wurzelhaaren nicht nötig. Es scheint, als ob die Umhüllung mit dem Velamen eine Einrichtung wäre, welche es gestattet, den zu gewissen Tagesstunden gebotenen Überschuß an Regenwasser in den Zellen aufzuspeichern und so auch während der regenfreien Tagesstunden eine reichliche Wasserzufuhr nach den Blättern von den Wurzeln aus zu gestatten. Die Bedeutung der Wurzelhaare hingegen liegt darin, durch kontinuierliche Aufnahme kleiner Wassermengen den Wasserbedarf der Pflanzen zu decken. Die meisten hygrophilen Orchideen speichern aber besonders reichlich Wasser in den Luftknollen sowie in Wasser speichernden Geweben der Blätter, so daß der Wasserbedarf der Blätter niemals auf Kosten des direkt aus den Wurzeln zuströmenden Wassers gedeckt wird. Während bei den Orchideen der Bergwälder die ausschließliche Bedeutung des Regenwassers für die Wasserversorgung wohl außer Zweifel steht, ist es nicht immer leicht, sich bei den xerophilen Orchideen über den Wasserhaushalt Klarheit zu verschaffen. Bekanntlich

hat zuerst Schleiden[1] die Ansicht vertreten, daß die Luftwurzeln der Orchideen imstande seien, durch die Wasserdampf kondensierende Wirkung des Velamens in feuchter Luft sich ausreichend mit Wasser zu versorgen. Gegenwärtig scheint Haberlandt[2] der Hauptvertreter dieser Anschauung zu sein. Nach den Versuchen von Nabokich[3] ist in der Tat daran nicht zu zweifeln, daß das vom Parenchym abgetrennte Velamen imstande ist, Wasserdampf in nachweisbarem Maße zu kondensieren. Andere Versuche dieses Autors machten es wieder sehr wahrscheinlich, daß diese Wasserdampfkondensation in keinem Falle hinreichend sei, um der Pflanze das erforderliche Wasser zu liefern. Wenn wir die in den Velamenzellen gebotenen physikalischen Bedingungen für die Wasserdampfkondensierung prüfen, so können wir, wie ich glaube, kaum zu dem Ergebnis kommen, daß das Velamen eine Einrichtung zur Dampfkondensation sei. Zu einer ausgiebigen Dampfkondensation gehört vor allem eine sehr bedeutende Vergrößerung der Oberfläche, welche mit den Wasserdämpfen in Berührung kommt. Bei den Velamenzellen könnten als Einrichtungen zur Vergrößerung der Oberfläche nur die Spiralfaserverdickungen in Betracht kommen, Zellwandstreifen von sehr geringer Dicke, meist nur wenig über die Oberfläche der Zellwand hervorspringend. Diese Spiralfasern scheinen viel eher Einrichtungen zu sein, welche ein Kollabieren der leeren Zellen im trockenen Zustand verhindern sollen, ähnlich wie die Tracheidenzellen in den Blättern von *Sphagnum*. Außerdem deuten die von Leitgeb[4] und Goebel[5] durch Injektionsversuche nachgewiesenen offenen Poren an der Außenfläche des Velamen, welche den gleichen Poren bei *Sphagnum* genau entsprechen, darauf hin, daß hier Einrichtungen vorliegen, welche mit der raschen Aufnahme von flüssigem Wasser in Beziehung stehen. Sowohl Wasserdampfkondensation als rasche Aufnahme von

[1] Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig 1861, p. 248.

[2] Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, 3. Auflage, 1904, p. 205.

[3] Nabokich, Botan. Zentralbl., Bd. 80, p. 331, 1899.

[4] Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen; Denkschriften der Wiener Akademie der Wissensch., mathem.-naturw. Klasse, Bd. XXIV, p. 179, 1864.

[5] Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen. Erster Teil, 1889. p. 191.

tropfbarflüssigem Wasser verlangen möglichst leichte Benetzbarkeit der Membranen. Dieselbe ist denn auch in der Tat sehr leicht an dem löschpapierartigen Aufsaugen von Wassertropfen durch das Velamen nachweisbar, worauf schon Schimper aufmerksam gemacht hat. Für eine besondere Befähigung zur Wasserdampfkondensation ist dieses Moment aber für sich allein nicht zu deuten. Denn unter sonst gleichen Bedingungen wird die dampfdruckerniedrigende Wirkung oder das Kondensationsvermögen von der Oberfläche abhängen müssen. Wir haben uns zu denken, daß Wasserdampf kondensierende Körper sich an ihrer Oberfläche mit einer sehr dünnen, stark verdichteten Dampfhülle überziehen, und daß diese Hülle in der Nähe der Oberfläche selbst so stark verdichtet wird, daß der Wasserdampf in flüssiges Wasser übergeht. Diese Wirkung kann natürlich in erster Linie nur von der Oberflächenentwicklung des Körpers abhängen. In zweiter Linie aber wird sie gesteigert werden, wenn eine hygroskopische Membran an die Oberflächenschichte angrenzt und das entstandene flüssige Wasser weiter transportiert wird.

Eine weitere Frage ist die, inwiefern die Taubildung bei der Wasserversorgung der Orchideenluftwurzeln eine Rolle spielt. Nach meinen Beobachtungen ist dies in den heißen Gegenden von Java kaum der Fall, da die Morgentemperaturen im Verhältnis zu dem in der trockenen Jahreszeit geringen Wasserdampfgehalt der Luft zu hoch sind, um eine reichliche Taubildung in den ersten Morgenstunden zu gestatten. Hingegen sinkt in den Bergregionen des Himalaya und des Khasyagebirges während der trockenen Winterzeit die Temperatur in der Nacht sehr beträchtlich, so daß eine ansehnliche Taubildung zustande kommen kann. In dieser Weise ist in den letzt erwähnten indischen Gebieten eine Wasserversorgung der Epiphyten sehr wohl durch Tau möglich, und wird auch hier während der trockenen Jahreszeit erheblich in Betracht kommen. Viele der indischen xerophilen Orchideen besitzen überdies in ihren langen Sucherwurzeln eine Einrichtung, wodurch sie befähigt werden, feuchtere Stellen zu erreichen, daselbst Wurzeln zu schlagen und auf diese Weise ihre Wasserversorgung zu erleichtern.
